

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ АПИКАЛЬНОГО ДОМИНИРОВАНИЯ У *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL

Явление апикального доминирования обнаруживается у травянистых растений в различной степени коррелятивной задержки роста пазушных почек и побегов. Гипотезы механизма угнетения пазушных почек верхушкой побега были выдвинуты в первой половине XX в., однако ни одну из них нельзя считать всеобъемлющей (Штернберг, 1963).

Исследования последних лет показывают, что проблеме гормональной регуляции коррелятивных явлений уделяется большое внимание. Однако многие исследования направлены на изучение влияния разных концентраций фитогормонов на интактные растения или изолированные почки, или отрезки стеблей, что не дает верной картины в изучении апикального доминирования.

Исследователи часто ограничиваются наблюдениями за двумя, реже тремя почками, лежащими в пазухах семядолей или первых двух узлах. Мало исследований по комплексному гормональному взаимодействию. Поэтому дальнейшие работы по изучению гормонального регулирования апикального доминирования весьма желательны.

В настоящей статье излагаются результаты опытов, проведенных весной 1974 г. в ботаническом саду университета с целью установления влияния ауксина, кинетина и их совместного применения на побегообразование у томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill.) в процессе роста при естественном и снятом апикальном доминировании. Работа проводилась под руководством доктора биологических наук профессора И. К. Киршина.

Методика. Объект изучения — томаты сорта Невские. Растения были высажены 1 марта 1974 г. в теплице. Всходы появились 6 марта. Позднее растения были рассажены по одному в вазоны, наполненные почвой, смешанной с торфом в отношении 3 : 1. Минеральные удобрения вносили из расчета 0,15 г N, 0,10 г P₂O₅ и 0,10 г K₂O на 1 кг сухого веса почвы. Растения выращивали в теплице в течение трех месяцев при температуре 21—23°, влаж-

ности воздуха 98%. Естественная долгота дня увеличивалась от 11 час. в марте до 16 в мае.

При появлении 8-го листа растения были распределены по вариантам в 5-кратной повторности. Изучалось влияние трех факторов: А-декапитации, В-ауксина и С-кинетина. Все факторы имели по 2 градации; фактор А: 0 — без декапитации, 1 — с декапитацией; В: 0 — без нанесения ауксина, 1 — с ауксином; С: 0 — без нанесения кинетина, 1 — с нанесением кинетина.

Для соблюдения принципа факториальности в опытах, где необходимо испытать все возможные сочетания изучаемых факторов, была построена матрица планирования полного факториального эксперимента ПФЭ-2³ в кодированных переменных (табл. 1).

Таблица 1

Матрица планирования ПФЭ-2³

Варианты	Факторы			Сочетания факторов	Расшифровка кодируемых переменных
	А	В	С		
1	0	0	0	0	контроль
2	0	0	1	с	интактные растения +К
3	0	1	0	в	интактные растения +ИУК
4	0	1	1	вс	интактные растения +К+ИУК
5	1	0	0	а	декапитация
6	1	0	1	ас	декапитация +К
7	1	1	0	ав	декапитация +ИУК
8	1	1	1	авс	декапитация +К+ИУК

Декапитацию проводили 26 апреля над 7-м листом лезвием безопасной бритвы. В этот же день на растения наносили ланолиновую пасту, содержащую 0,5% индолилуксусной кислоты (ИУК) или кинетина (К). Пасту наносили на срез стебля после декапитации и узкой полоской вокруг стебля над 7-м листом у интактных растений. Порция ланолиновой пасты содержала приблизительно по 0,150 мг ростового вещества. На контрольные интактные и декапитированные растения наносили чистый ланолин.

В ходе опыта отмечали даты появления почек в пазухах семи листьев, расположенных ниже места декапитации. Длину пазушных почек, а затем побегов измеряли через каждые 2 дня начиная с 6 мая, т. е. через 10 дней после декапитации и обработки.

Полученные данные обработаны на ЦЭВМ М-222 по программе 3-факторного дисперсионного комплекса (Плохинский, 1961).

Программу, включающую дополнительно к комплексу расчеты гипотез равенства средних между вариантами: внутри одной даты и одного уровня, разных дат и разных уровней, составила Н. К. Устюгова.

Результаты исследований. Пробуждение почек.

1. Влияние декапитации. У интактных растений томатов пазушные почки в процессе вегетативного роста не развивались. В фазе бутонизации 9 мая начали пробуждаться почки в пазухах 8-го и 10-го листьев, а также наметились видимые образования в пазухе 7-го листа. Почки нижних ярусов пробудились в течение последующих 10 дней (табл. 2). К концу наблюдаемого периода более

Таблица 2

Даты пробуждения пазушных почек, май

Вариант	Лист													
	7-й		6-й		5-й		4-й		3-й		2-й		1-й	
	инт.	дек.	инт.	дек.	инт.	дек.	инт.	дек.	инт.	дек.	инт.	дек.	инт.	дек.
Контроль . . .	9	4	12	4	13	5	15	6	—	9	—	12	—	—
ИУК	6	2	9	3	9	4	—	5	—	6	—	8	—	12
К	6	2	9	3	10	4	—	5	—	6	—	6	—	12
ИУК+К . . .	6	2	9	3	12	4	12	5	—	6	—	8	—	12

развитой (2,4 мм) оказалась почка, расположенная в пазухе 7-го листа. В пазухах 1, 2 и 3-го листа почки так и не тронулись. У декапитированных растений почка в пазухе 7-го листа тронулась в рост на 5, а 6-го — на 8 дней раньше, чем у интактных. Пробуждение почек у интактных и у декапитированных растений происходило в базипетальной последовательности. У интактных растений наибольшее тормозящее влияние верхушки испытывали почки, лежащие в основании главного побега. В результате снятия ингибирующей верхушки пробуждение почек наступило на 5—8 дней раньше, чем у интактных растений.

2. Влияние экзогенных фитогормонов. Из табл. 2 видно, что обработка гормонами интактных и декапитированных растений ускорила пробуждение пазушных почек на всех ярусах: у интактных растений на 3—4 дня, у декапитированных — на 1—3 дня.

Обработка ИУК, К, а также ИУК совместно с К оказала более эффективное влияние на пробуждение заторможенных почек интактных растений. У декапитированных растений решающим фактором пробуждения почек явилось снятие апикального доминирования.

Дальнейшее влияние декапитации и обработки гормонами проявилось в динамике роста боковых побегов.

Рост пазушных побегов.

1. Влияние декапитации. Активный рост побегов в период исследования наблюдался у декапитированных растений. Рост почек интактных растений оказался незначительным. Динамика роста боковых побегов, расположенных в пазухах 7, 6 и 5-го листьев, в сравнении с наибольшим побегом в пазухе 7-го листа у интактных растений показана на рис. 1. Высокая интенсивность роста

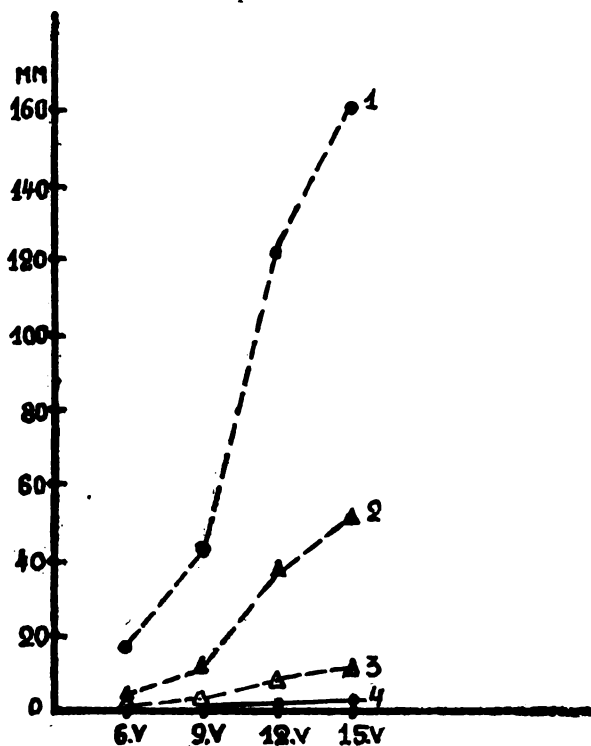


Рис. 1. Влияние декапитации на рост пазушных побегов томатов.

1, 2, 3 — побеги в пазухах 7-го, 6-го, 5-го листьев у декапитированных растений. 4 — побег в пазухе 7-го листа у интактных растений.

боковых побегов является результатом снятия тормозящего влияния апекса, а также, по-видимому, компенсаторных связей, обнаруживаемых в результате повреждения целостности организма.

2. Влияние экзогенных фитогормонов. В результате обработки интактных растений фитогормонами длина пазушных почек соответственно изменялась во всех пазухах главного побега.

Как уже говорилось, увеличение длины почек у необработанных интактных растений происходит в акропетальной последова-

тельности в связи с тем, что тормозящее влияние верхушки в период бутонизации и цветения несколько ослабляется. Эта же закономерность наблюдалась и у обработанных интактных расте-

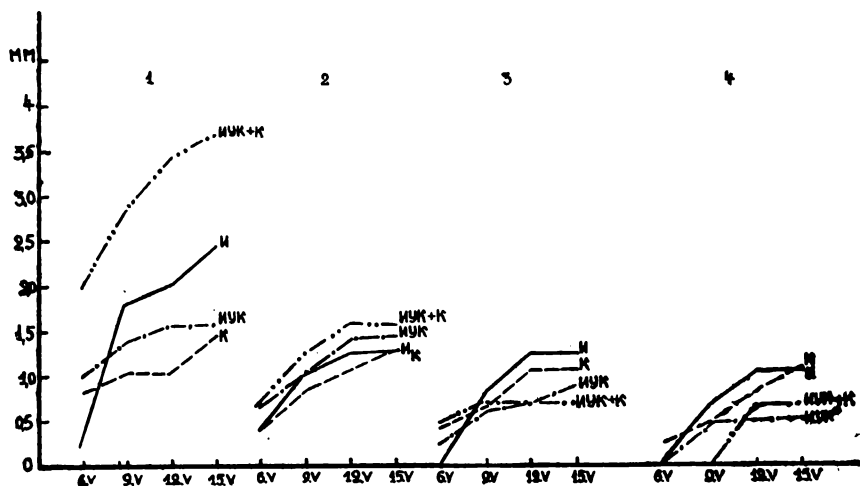


Рис. 2. Динамика роста пазушных побегов у интактных растений при обработке фитогормонами.

1 — побег в пазухе 7-го, 2 — 6-го, 3 — 5-го, 4 — 4-го листьев. Варианты обработки обозначены надписями на концах кривых, И — без обработки. Обозначения, как и на рис. 2, Д — без обработки.

ний (рис. 2). Наибольшую длину в течение наблюдаемого периода имела почка 7-го яруса под влиянием ИУК+К. Относительно контроля ИУК+К стимулирует рост почек до размеров 3,7 мм. Однако в побег пазушная почка не развивается. Тормозящее влияние верхушки оказывалось сильнее, чем стимуляция ИУК+К.

Обработка ИУК+К в начале периода наблюдений стимулировала пробуждение почек как в пазухах 7-го, так и 5-го листа, а затем задерживала рост. Несмотря на одинаково направленное действие ростовых веществ в пазухе 7-го листа наибольшее торможение вызывала обработка К.

Почка в пазухе 6-го листа иначе реагировала на введение ростовых веществ. Здесь измерение длины почек показало, что ИУК+К и ИУК оказывают слабостимулирующее действие. Кинетин слабо тормозил рост почки. При этом длина ее в начале и в конце наблюдений была такая же, как в контрольном варианте.

Рост почек, расположенных в пазухах 5 и 4-го листьев, тормозился обработкой ИУК, К и ИУК+К.

Интересно, что длина почек 6-го яруса меньше в 2,5 раза почек 7-го яруса, обработанных ИУК+К.

Из этого следует заключить, что ИУК+К стимуляцию роста почек вызывает только на месте обработки. Почки, расположенные ниже, испытывали тормозящее действие ИУК+К. Обработка ИУК и особенно К вызывает более равномерное изменение длины почек к основанию побега, задерживая рост почек средних ярусов и стимулируя пробуждение почек, лежащих ниже.

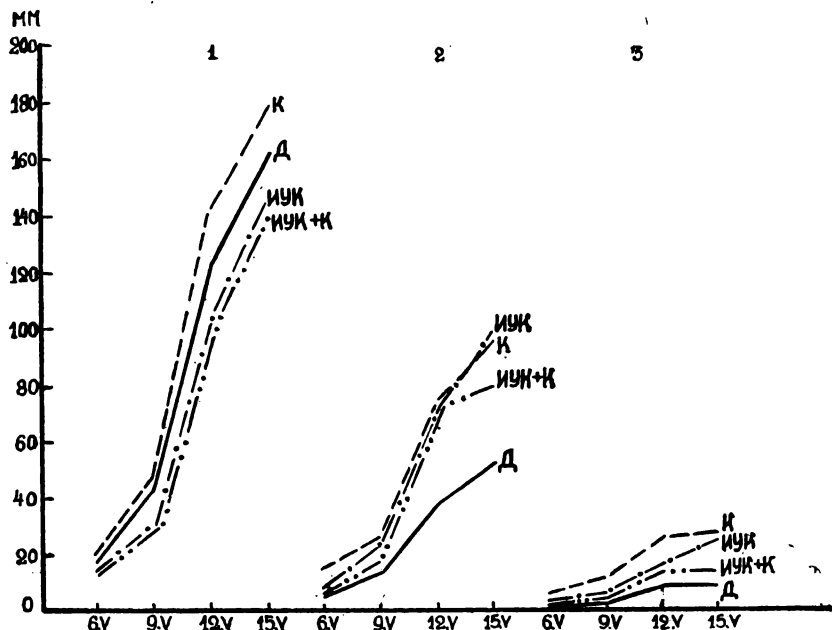


Рис. 3. Динамика роста пазушных побегов у декапитированных растений при обработке фитогормонами.

Тем не менее общая картина изменения длины пазушных почек по стеблю остается прежней.

Длина пазушных побегов декапитированных необработанных растений также уменьшается базипетально. Как и у интактных растений, наибольший рост был при обработке среза К. Обработка ИУК и ИУК+К тормозила рост побега в пазухе 7-го листа (рис. 3). Однако ИУК не полностью замещала верхушку, а только слегка тормозила рост побега. ИУК+К также вызвала слабое торможение роста побега. Если обработка К стимулировала рост, то совместное применение ИУК+К тормозило рост побегов. При обработке растений побег, расположенный в пазухе 6-го листа, оказался значительно длиннее, чем побег необработанного растения. ИУК, К и ИУК+К стимулировали рост побегов в пазухах 5 и 4-го листьев. Самые длинные побеги имели растения, обработанные К, чуть меньше — ИУК и еще меньше — ИУК+К.

Таким образом, введение фитогормонов в интактные и декапированные растения на пазушные почки разных ярусов влияет не одинаково (табл. 3).

Таблица 3

Влияние экзогенных фитогормонов на рост пазушных побегов растений томатов¹

Обработка	Лист							
	7-й		6-й		5-й		4-й	
	инт.	дек.	инт.	дек.	инт.	дек.	инт.	дек.
Кинетин	—	+	—	+	—	+	—	+
ИУК	—	—	+	+	—	+	—	—
ИУК + кинетин	+	—	+	+	—	+	—	+

¹ + — стимулирующее влияние, — — ингибирующее влияние.

Ингибирующее действие на рост почек в пазухе 7-го листа интактных и декапированных растений оказывала ИУК. Если К у интактных растений ингибировал, а у декапированных — стимулировал, то ИУК+К у интактных растений стимулировали, а у декапированных — тормозили рост пазушных побегов.

На рост почек в пазухе 6-го листа ингибирующее действие оказывал только К. ИУК и ИУК+К у интактных и декапированных растений оказывали стимулирующее действие на рост почек.

В пазухах 5 и 4-го листьев рост почек ингибировался гормонами у интактных растений и стимулировался у декапированных. Различия в росте побегов, расположенных в пазухах 3, 2 и 1-го листьев при обработке фитогормонами у декапированных и интактных растений не существенны. Таким образом экзогенные фитогормоны распространяют свое влияние лишь на верхнюю часть побега.

Как и большинство ростовых веществ, взятые нами фитогормоны обладают способностью действовать на обе фазы роста клеток. Поэтому характер действия ростового вещества на рост определяется природой и состоянием объекта и условиями применения ростового вещества. В результате нанесения ланолиновой пасты с ИУК, К и ИУК+К на стеблях интактных растений образовывался нарост. Вероятно, что такие наросты возникают благодаря усиленному делению клеток под влиянием высокой концентрации фитогормонов. Способность молодых стеблей помидоров — при нанесении на них ланолиновой пасты с ростовым веществом — давать реакции разного характера, включая вышеописанную, отмечал Д. А. Сабинин (1963).

Эндогенный ауксин синтезируется преимущественно в зонах с высокой меристематической активностью. Одной из специфических особенностей ИУК является аттрагирующая (притягивающая) функция, регулирующая и аккумулирующая питательные вещества в растущих тканях и органах (Курсанов, Кулаева и др., 1964; Турецкая, Кефели, 1968). Этим объясняется у интактных растений томатов, обработанных ИУК и ИУК+К, наличие недоразвитого 10-го листа и соцветия вблизи его, а также угнетенной верхушки. По-видимому, в момент обработки в апексе шло развитие 10-го листа и первого соцветия, а в результате аттрагирующего свойства ИУК притягивала метаболиты к месту обработки, вызывая развитие бородавчатых наростов. У одного из декапитированных растений, обработанных ИУК+К, в пазухе 7-го листа вместо пазушного побега выросла трубка длиной 7,5 см.

Скорость пробуждения почек у декапитированных растений почти в 2 раза больше. Почки трогаются в рост на 6—8 дней раньше, чем у интактных растений. Обработка фитогормонами как у интактных, так и у декапитированных растений стимулирует прорастание почек, оно наступает на 2—4 дня раньше, чем без обработки. Однако наиболее эффективным фактором пробуждения почек явилась декапитация, а не обработка гормонами (табл. 4).

Таблица 4

Влияние факторов на рост пазушных побегов, % ¹

Побег в пазухе листьев:	Измерение 6 мая				Измерение 15 мая			
	А	В	С	ВС	А	В	С	ВС
7-го	71,30	1,39	0,30	0,08	85,50	0,59	0,09	0,08
6-го	38,10	1,37	1,38	5,51	57,44	0,32	0,26	2,53
5-го	20,10	1,15	2,91	2,91	28,80	0,00	0,39	3,81
4-го	55,96	0,00	4,32	0,69	36,37	0,06	0,06	0,06
3-го	26,32	3,41	2,06	0,38	28,16	1,76	0,14	0,92
2-го	25,65	2,09	2,09	4,71	50,56	0,34	1,10	3,06
1-го	2,56	2,56	2,56	2,56	17,02	1,27	11,39	0,14

¹ Во всех случаях данные влияния декапитации достоверны с наивысшей степенью вероятности, за исключением 1-го яруса.

Пробуждение почек как под действием декапитации, так и обработки гормонами происходит в базипетальной последовательности. Почки, расположенные у основания побега, пробуждаются позднее и под влиянием обработки гормонами растут намного медленнее (рис. 2, 3).

Различие в росте почек побега можно объяснить онтогенетической разнокачественностью тканей побега в акропетальном направлении. Возможно, пазушные почки в процессе роста стебля

фиксируются на определенном этапе реализации генетической информации и не участвуют в дальнейших этапах развития и реализации этой информации. При выведении из состояния торможения декапитацией или обработкой они продолжают свой путь развития с того этапа, на котором они до этого остановились.

Многими исследованиями показано, что выход пазушных почек из состояния покоя — двухфазный процесс. Начальная фаза — освобождение почек от апикальной доминанты — контролируется цитокининами, а дальнейшее развитие происходит при участии ауксина и гиббереллина (Прощко, 1973).

Обработка кинетином интактных растений показала, что пазушные почки вышли из состояния покоя раньше на 3—4 дня, чем те же почки необработанных растений. Однако дальнейшей стимуляции роста почек не обнаружено. Кинетин на всех уровнях тормозил рост пазушных почек в период наблюдения (табл. 3). Видимо, данное количество экзогенного кинетина (0,150 мг) оказывало ингибирующее действие на рост пазушных почек интактных растений.

При снятии апикального доминирования кинетин оказывал стимулирующий эффект на всех ярусах. В этом случае данная доза кинетина не являлась ингибирующей. О. Н. Кулаева (1973) отмечает, что в случае высокого эндогенного содержания цитокининов их добавление извне может привести к угнетению клеточных делений. Возможно, ингибирующий эффект кинетина на интактные растения связан с избыточной концентрацией. ИУК вызывала ингибирующий эффект на рост почки, расположенной в ближайшем к месту обработки узле как при естественном, так и снятом апикальном доминировании. Однако экзогенный ауксин, наносимый при декапитации, не заменяет действия верхушки.

Побег, расположенный на одно междоузлие ниже места обработки, иначе реагирует на ИУК (табл. 3). Если в пазухе 7-го листа ИУК ингибирует, то в пазухе 6-го — стимулирует рост почек. Нижележащие почки у интактных растений ингибировались ИУК, а у декапитированных — стимулировались. Это, по-видимому, можно объяснить тем, что у интактных растений добавление ИУК извне увеличивает концентрацию, вызывая угнетение роста. Градиент концентрации ИУК, введенной в растение, изменяется в базипетальном направлении, вызывая изменение длины пазушных побегов к основанию.

По предположению Тиманна, цитокинины и ауксины участвуют в регуляции распределения ростовых веществ вдоль по стеблю растения (Wickson, Thimann, 1958, 1960; Sachs, Thimann, 1967; Catalano, 1969).

В нашем опыте обработка ИУК+К у интактных растений вызвала усиленный рост пазушного побега, лежащего непосредственно под местом обработки. Однако в 5-м и 4-м ярусах ИУК+К тормозили рост пазушных почек.

У декапитированных растений характер действия ИУК+К в

этих ярусах изменяется противоположно (табл. 3). Побег под местом декапитации и обработки имеет длину меньше, чем этот же побег декапитированного необработанного растения. Рост нижележащих побегов ИУК+К стимулировал, но в меньшей степени, чем отдельно кинетин и ИУК. По данным ряда авторов (Pieniazek, Jankiewicz, 1966; Sorokin, Thimann, 1964), цитокинины совместно с ауксином обеспечивают наибольшую стимуляцию пробуждения пазушных почек и наилучшее развитие элементов ксилемы. Существуют также и другие данные, когда совместное действие цитокинина и ауксина в регулируемой системе апикального доминирования имеет антагонистический характер (Sebanek, 1965; Hugon, 1967; Wickson, Thimann, 1958; Witkus, Berger, Herold, 1963; Engelbrecht, 1967).

Результаты статистической обработки показывают, что совместное влияние ИУК+К на рост пазушных побегов томатов аддитивное. По-видимому, в данном опыте не были созданы оптимальные условия для выступления ИУК и К в качестве партнеров в регуляции побегообразования, так как характер их взаимодействия и общее направление процесса зависит от ряда причин — взятых концентраций фитогормонов, условий их применения, специфики объекта, в которую, в свою очередь, среди многих других факторов входит также уровень эндогенных фитогормонов растения.

Выводы. Пробуждение пазушных почек протекает в базипетальной последовательности как при естественном, так и при снятом апикальном доминировании. Основным фактором пробуждения почек и роста пазушных побегов у растений томатов сорта Невские является декапитация. Обработка ИУК, К и ИУК+К в ланолине стимулирует пробуждение пазушных почек.

Введение гормонов не дает однозначных результатов по ярусам у интактных и декапитированных растений: К ингибировал рост пазушных побегов у интактных и стимулировал у декапитированных растений; ИУК ингибировала рост пазушных побегов у интактных и стимулировала у декапитированных растений; ИУК+К ингибируют рост пазушных побегов у интактных и стимулируют у декапитированных растений. В совместном применении ИУК и К проявляют аддитивное действие.

ЛИТЕРАТУРА

- Кулаева О. Н., 1973. Цитокинины, их структура и функции. М.
Курсанов А. Л., Кулаева О. Н., Свешников И. Н., Попова Э. А., Болякина Ю. П., Клячко Н. Л., Воробьева И. П., 1964. Восстановление клеточных структур и обмена веществ желтых листьев под действием 6-бензиламинопурина. — «Физиол. растений», 11, № 6, 838—840.
Плохинский Н. А., 1961. Биометрия. Новосибирск.
Процко Р. Ф., 1973. К вопросу о роли индолилуксусной кислоты в апикальном доминировании. — «Физиол. растений», 20, № 5, 921—925.
Сабинин Д. А., 1963. Физиология развития растений. М.
Турецкая Р. Х., Кефели В. И., 1968. Передвижение ауксинов в растении. — «Успехи современной биологии», 66, № 1, 102—120.

Штернберг М. Б., 1963. Коррелятивное торможение роста растений.— «Ботан. ж.», 48, № 2, 273—286.

Catalano M., Hill T. A., 1969. Interaction between gibberellic acid and kinetin in overcoming apical dominance, natural and induced by IAA, in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. cultivar Potentate).— "Nature" (Engl.), 222, N 5197, 985—986.

Engelbrecht L., 1967. Die Bedeutung verschiedener Cytokinine für die Überwindung der apikalen Dominanz bei *Nicotiana glauca*.— "Wiss. L. Univ. Rostock. Math. — naturwiss. Reihe", 16, 647—649.

Hugon E., 1967. Influence du froid sur l'effet des cytokinines et de l'adénine appliquées sur la tige de plantes étiolées entières de *Cicer Arietimum* L.— "Ann. Sci. natur. Bot. et biol. veg.", 8, N 2, 479—481.

Pieniazek J., Jankiewicz L. S., 1966. Combined effect of naphthaleneacetic acid and 6-benzylaminopurine on bud development and on initiation of cambial activity in dormant apple seedlings.— "Bull. Acad. polon. sci. Ser. sci. biol.", 14, N 5, 805—807.

Sachs T., Thimann K. V., 1967. The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dominance.— "Amer. J. Bot.", 54, 136—140.

Sorokin H. P., Thimann K. V., 1964. The histological basis for inhibition of axillary buds in *Pisum sativum* and the effects of auxin kinetin xylem development.— "Protoplasma", 59, N 2, 326—350.

Sebanek J., 1965. Die Interaktion des exogenen Kinins in der Korrelation zwischen den Keimblättern und ihren Achselknospen an *Pisum* Keimlingen.— "Sb. Vysoke školy, zemed Brne", A, 3, 363—365.

Wickson M., Thimann K. V., 1958. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance.— "Physiol. plantarum", 11, № 1, 62—64.

Wickson M., Thimann K. V., 1960. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. II. The transport of IAA in pea stems in relation of apical dominance.— "Physiol. plantarum", 13, № 3, 539—543.

Witkus E. R., Berger C. A., Herold E. M., 1963. The effects of gibberellin and on the growth of *Xanthisma texanum* D.C.— "Phyton", 20, № 1, 83—85.